

Zusammenfassung der Dissertationsergebnisse

Die Phylogenie der Euarthropoda

Die Euarthropoda, welche mit über 1,3 Millionen wissenschaftlich beschriebener Arten etwa drei Viertel aller rezenten Metazoa stellen, repräsentieren eine gut begründete, einheitliche Abstammungsgemeinschaft, eine monophyletische Gruppe (u. a. Ax 1999). Zu den Euarthropoda gehören alle Spinnentiere (Chelicerata), die fossilen Trilobita, Tausendfüßerartigen (Myriapoda), Krebstiere (Crustacea) und Insekten (Hexapoda). Für die Monophylie der Euarthropoda sprechen unter anderem die folgenden morphologischen Argumente: (a) die Bildung distinkter Funktionsabschnitte im ursprünglich homonom segmentierten Körper (Tagmosis), (b) die Bildung eines Kopfes mit Mundextremitäten (Cephalisation), (c) Körpersegmente mit gegliederten Extremitätenpaaren (vermutlich spaltästige Arthropodien mit Exo- und Endopoditen), (d) der Besitz lateraler Komplexaugen und vergleichsweise einfach strukturierter Medianaugen und (e) die vollständige Sklerotisierung des Exoskelettes (Arthrodisierung) (u. a. Lankester 1904, Snodgrass 1938, Boudreaux 1979, Paulus 1979, Weygoldt 1986, Brusca & Brusca 1990, Ax 1999, Richter & Wirkner 2004, Grimaldi & Engel 2005). Gegen die Monophylie der Arthropoda sprachen sich die Anhänger der sogenannten „Uniramia-Hypothese“ aus, welche basierend auf der Annahme der Nichthomologie der Mandibeln der Crustacea (gnathobasische Mandibel) und der Myriapoda/Hexapoda (Ganzbeinmandibel) eine paraphyletische Beziehung der Myriapoda, Hexapoda und Onychophora („Uniramia“) einerseits mit den †Trilobita, Chelicerata und Crustacea („Schizoramia“) andererseits konstruierten (u. a. Tiegs 1947, Bergström 1979 1980). Auf Grund einer vorgeblich hohen Neigung von Arthropodengliedmaßen zu evolutiven Umformungen wurde in der Weiterentwicklung dieses Konzeptes auch eine Polyphyly der „Schizoramia“ in Erwägung gezogen (Tiegs & Manton 1958, Manton 1964 1973 1977 1979, Anderson 1979, Fryer 1996, 1998). Alle neontologischen Daten überhaupt widersprechen der Existenz eines Taxons Schizoramia, da die phylogenetische Eigenständigkeit der †Trilobita durch die Magnesiumcalcit-Kutikula, mineralisierten Cornealinsen und zirkumzellären Suturen gut belegt ist (Scholtz & Edgecombe 2005). Die „Uniramia/Schizoramia-Hypothese“ (wenn verknüpft mit einer Polyphyly der Euarthropoda) und das ihr zugrunde liegende funktionelle Theorem ließen sich nur unter konsequenter Missachtung der oben aufgelisteten Merkmalskomplexe formulieren (siehe Abb. 1D). Zudem stellten nachfolgend Kristensen (1975), Ax (1984) und Weygoldt (1986) klar, daß ein funktioneller Ansatz für die phylogenetische Rekonstruktion von Taxa nicht tauglich ist. Entwicklungsgenetische Untersuchungen der Expressionsmuster des Gens *Distal-less* zeigen, daß die Mandibeln des Tausendfüßers *Glomeris marginata* im frühen embryonalen Stadium eine den Crustacea sehr ähnliche Palpusanlage aufweisen, was impliziert, daß die Myriapoda keine Ganzbeinmandibeln aufweisen (Scholtz et al. 1998). Die „Uniramia/Schizoramia-Hypothese“ gilt heute als definitiv widerlegt und wird oftmals nur noch in wissenschaftshistorischem Zusammenhang behandelt.

Neben den morphologischen Argumenten unterstützt auch eine Vielzahl molekulargenetischer Sequenzanalysen die Monophylie der Euarthropoda (u. a. Field et al. 1988, Turbeville et al. 1991, Wheeler et al. 1993, Giribet & Ribera 1998, Giribet & Wheeler 1999, Regier & Shultz 2001a, Regier et al. 2005). Werden morphologische und molekulare Datensätze miteinander kombiniert und im Rahmen einer kladistischen Merkmalsanalyse verwertet, erhält man ebenfalls eindeutig monophyletische Stammbaumsysteme für die Euarthropoda (u. a. Wheeler et al. 1993, Giribet et al. 2005).

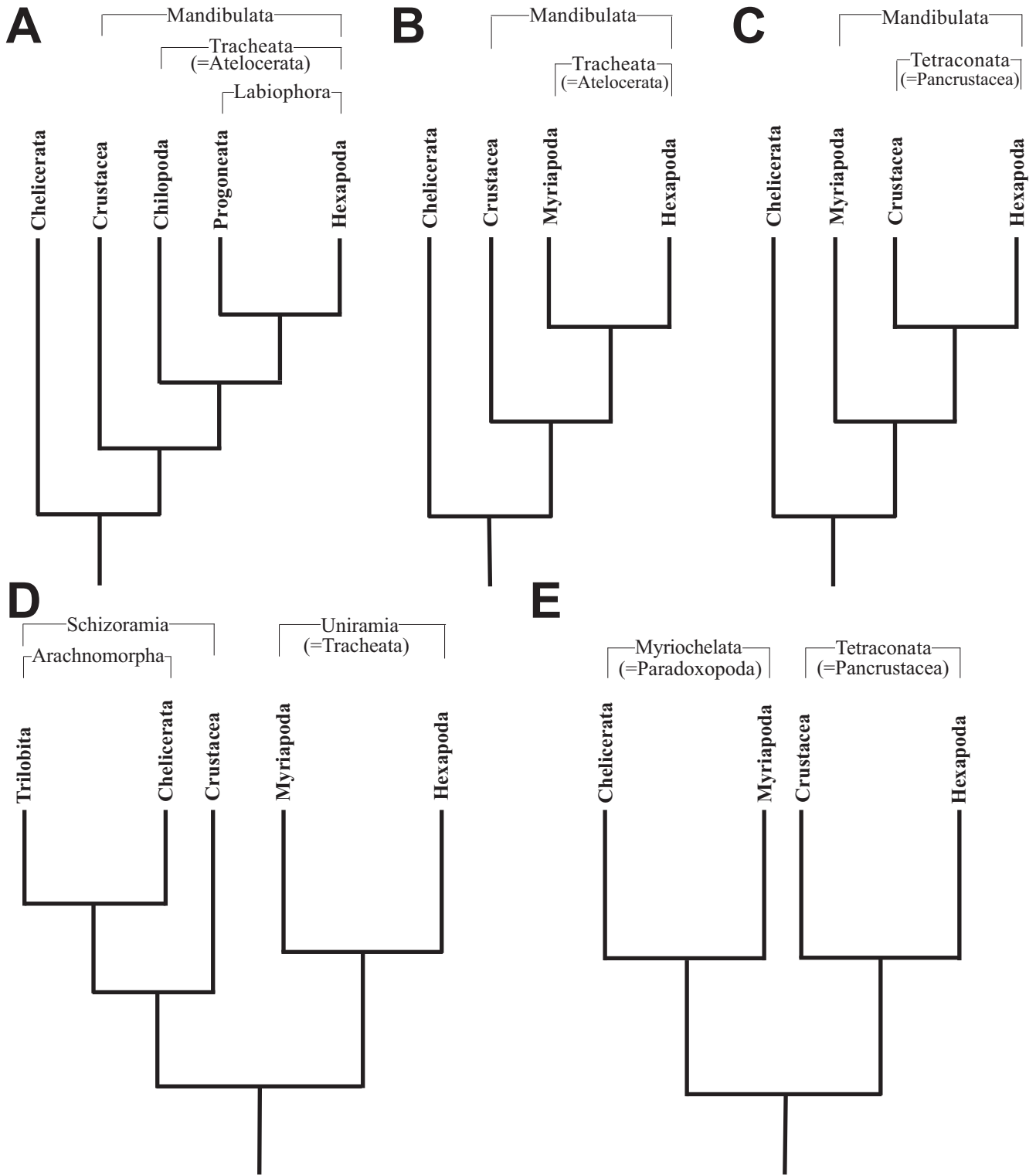


Abb. 1A-E. Konkurrierende phylogenetische Systeme innerhalb der Euarthropoda (verändert nach Richter & Wirkner 2004). **A.** „Tracheata-Labiophora-Konzept“ (Dohle 1980, Kraus & Kraus 1994, Kraus 1998, 2001). **B.** „Tracheata-Myriapoda-Konzept“ (Henning 1969 1981, Boudreaux 1979, Ax 1999, Koch 2003). **C.** „Mandibulata-Tetraconata-Konzept“ (u. a. Zrzavý & Štys 1997, Giribet et al. 2001, 2002, 2005) **D.** „Schizoramia-Uniramia-Konzept“ (u. a. Bergström 1992, Bergström & Hou 1998). **E.** „Myriochelata/Paradoxopoda-Tetraconata-Konzept“ (u. a. Friedrich & Tautz 1995, Hwang et al. 2001, Mallatt et al. 2004, Pisani et al. 2004).

Der allgemeinen Akzeptanz des Taxons Euarthropoda steht eine intensive Debatte über die wechselseitigen stammesgeschichtlichen Beziehungen der vier großen Subtaxa Chelicerata, Myriapoda (Chilopoda + Progoneata), Crustacea und Hexapoda gegenüber (Abb. 1). Mit der Etablierung molekulargenetischer Methoden für phylogenetische Analysen seit Anfang der 1990er Jahre hat sich das Angebot von Verwandtschaftshypothesen bezüglich der Euarthropoda noch erweitert. Im Wesentlichen lassen sich fünf verschiedene Konzepte voneinander unterscheiden, die methodisch oftmals nur einseitig begründet wurden und deswegen kombinierten Analysen kaum standhalten.

Die Tracheata-Hypothese (Abb. 1B)

Die Annahme eines Schwestergruppenverhältnisses zwischen Myriapoda und Hexapoda spiegelt die traditionelle Vorstellung der Phylogenie der Euarthropoda wider. Dabei wird von einem einmaligen „Landgang“ aller Röhrentracheen tragenden Mandibulata ausgegangen („Tracheata“). Synonyme der Tracheata sind die Monantennata und die bereits auf Heymons (1901) zurückgehenden Atelocerata. Beide Begriffe reflektieren das Nichtvorhandensein postantennaler Extremitäten. Die Schwestergruppe der Tracheata sind unbestrittenerweise die Crustacea. Die interne Phylogenie der Tracheata ist dagegen sehr unsicher und war bzw. ist noch heute Gegenstand kontroverser Debatten. Einerseits wird von einer gemeinsamen Abstammung der Chilopoda und Progoneata (Symphyla + Dignatha) ausgegangen, vereinigt unter dem Taxon Myriapoda (u. a. Henning 1969, Ax 1999, Richter & Wirkner 2004, Giribet et al. 2005, Edgecombe & Giribet 2002, Giribet & Edgecombe 2006). Für eine Monophylie der Myriapoda wurden neben „Negativmerkmalen“ wie dem Fehlen medianer Ozellen, echter lateraler Komplexaugen, eines Perforatoriums im akrosomalen Komplex der Spermien und von Skolopidien auch einige „Positivmerkmale“ vorgeschlagen, wie akzessorische Transversalleisten im Bereich der Apodeme der Mandibeladduktormuskulatur, ein beweglich aufgehängtes Tentorium („swinging Tentorium“), mobile und mit kammförmigen Lamellen ausgestattete *partes molaris* der Mandibeln (Bacetti & Dallai 1978, Boudreaux 1979, Ax 1999, Edgecombe & Giribet 2002, Koch 2003, Richter & Wirkner 2004). Alternativ wurde diskutiert, ob die Chilopoda, Symphyla, Pauropoda und Diplopoda gegenüber den Hexapoda als paraphyletische Restgruppe zu betrachten sind. Als Schwestergruppe der Hexapoda fungieren dann entweder die Chilopoda (Opisthogoneata *sensu* Pocock 1893 und Verhoeff 1901-25, siehe Abb. 2A), Symphyla (Labiata: Snodgrass 1938, Trignatha: Tiegs 1947, Ventrovesiculata: Willmann 2003, siehe Abb. 2B-C) oder Progoneata (Labiophora: u. a. Dohle 1965, Kraus & Kraus 1994, Kraus 1998, 2001, siehe Abb. 2D). Nach Ax (1999) können Tracheen mit paarigen, lateralen Stigmen, Malpighische Gefäße, zwei Paar Nephridien mit Nephropori auf dem 4. und 5. Segment, Temporalorgane, ein Paar Antennen, palpenlose Mandibeln sowie eine indirekte Spermatophorenübertragung für die Tracheata als (Syn-)Apomorphien gewertet werden. Bei den Arachnida wäre demzufolge eine Konvergenz zur Evolution homonymer Exkretionsorgane (Malpighische Schläuche an der Kontaktstelle vom Vorder- zum Mitteldarm), Tracheen und ähnlicher Strategien der indirekten Spermatophorenübertragung zu fordern. Richter & Wirkner (2004) begegneten dieser Auffassung kritisch, indem sie sowohl die gerade in neueren Untersuchungen ermittelte morphologische Divergenz oder Variation der traditionellen Tracheatenmerkmale zugrunde legten als auch mit neuen molekularsystematischen und entwicklungsbiologischen Daten argumentierten. Die Autoren wiesen nach, daß gegen alle Tracheatenmerkmale gravierende Einwände vorgebracht werden können. So ist die Homologie der Malpighischen Gefäße trotz gleichem Ansatzpunkt am Enddarm gerade wegen der geringen Anzahl elektronenmikroskopischer Vergleichsuntersuchungen (u. a. Wenning et al. 1991) sehr zweifelhaft. Ähnlich verhält es sich mit der vermeintlichen Homologie der sog. Postantennalorgane, die als Tömösvary'sche Organe bei den Chilopoda und Diplopoda, als Pseudoculi bei den Pauropoda sowie als Postantennalorgane bei den Protura und Collembola

beschrieben wurden (vergl. Haupt 1979). Divergenzen in ihrer feinstrukturellen Organisation reduzieren die Plausibilität einer Homologieannahme (Richter & Wirkner 2004). Besonders problematisch erscheint eine Homologisierung der Röhrentracheen. Einerseits mangelt es an vergleichenden Feinstrukturanalysen, die alle Taxa der Tracheata einschließen. Andererseits haben Untersuchungen gezeigt, daß selbst für anerkannte Monophyla, wie z.B. die Chilopoda (noto- und pleurostigmophorisches Tracheensystem), eine unabhängige Evolution der Tracheen nicht ausgeschlossen werden kann (vergl. Hilken 1997, 1998). Auch die Entstehung der Tracheen der Symphyla und Symphypleona, eine Teilgruppe der Collembola, wurde einem Parallelismus zugeschrieben (Klass & Kristensen 2001). Zusätzlich erschweren verschiedene Reduktionsstadien trachealer Systeme einen phylogenetischen Vergleich (z. B. Pauropoda). Der vom Ax'schen (1999) Argumentationsschema geforderte Grundmusterzustand seriell bzw. segmental angelegter Tracheensysteme geht von stark angreifbaren Annahme aus, daß die Geophilomorpha innerhalb der Chilopoda als basale Teilgruppe einzustufen seien (s. u. Heteroterga-Hypothese).

Seit den 1990er Jahren verliert die Tracheata-Hypothese kontinuierlich an Bedeutung, was insbesondere auf die zahlreichen molekularsystematischen und auf immer umfassendere, kombinierte Datensätze zurückgreifenden kladistischen Analysen zurückzuführen ist. Diese kombinierten Analysen ergaben mehrheitlich ein Schwestergruppenverhältnis Crustacea + Hexapoda (Tetraconata, Pancrustacea, s. u.) unter Bestätigung oder Auflösung der Myriapoda. Nur sehr wenige molekulare Arbeiten stützten die Tracheata als monophyletische Gruppe (u. a. Wägele & Stanjek 1995).

Die Labiophora-Hypothese (Abb. 1A, 2D)

Das Labiophora-Konzept liegt im Konsens mit dem Tracheata-Modell, verlangt allerdings eine Umgruppierung seiner Teiltaxa. Im Zentrum der Diskussionen um das Konzept der Labiophora steht die Grundannahme der Paraphylie der Myriapoda (siehe Dohle 1980, Kraus & Kraus 1994, Kraus 1998, 2001). Die Progoneta (= Symphyla + (Diplopoda + Pauropoda)) und Hexapoda bilden Schwestergruppen und repräsentieren ihrerseits das Adelphotaxon zu den Chilopoda. Vorgänger-Varianten des Labiophora-Modells stellen das Labiata-Konzept von Snodgrass (1938) und das Trignatha-Konzept von Tiegs (1947) dar (Abb. 2B,C). Beide phylogenetischen Rekonstruktionen gehen nicht nur von einer Paraphylie der Myriapoda sondern auch von einer Paraphylie der Progoneata aus, wobei dann die Symphyla als Adelphotaxon der Hexapoda betrachtet werden. Das Labiata-Konzept wurde von Willmann (2003) revidiert, in seinen Grundaussagen bestätigt und unter dem Namen „Ventrevesiculata“ wieder in die Debatte eingeführt.

Konstitutive Merkmale der Labiophora sind der Besitz von Coxalbläschen, aus Extremitäten abzuleitende Styli. Namensgebend für das Taxon Labiophora ist die einmalige Evolution eines Labiums durch Reduktion bzw. Umformung der 2. Maxillen. Die in das Argumentationsschema eingebauten Merkmale bleiben jedoch ambivalent, da sie zwar aufgrund ihrer strukturellen Ähnlichkeit durchaus auf einen gemeinsamen Ursprung hindeuten, jedoch innerhalb einzelner Untergruppen der Labiophora vielfach an unterschiedlichen Körperstellen auftreten. Damit scheint das Homologiekriterium der Lage oftmals unerfüllt zu sein. Auch eine serielle Homologie durch lokale Reduktion ursprünglich segmental angelegter Organe erscheint zweifelhaft. So lassen sich Styli bei Symphyla als stiftartige Projektionen median der Extremitätenbasen nachweisen, innerhalb der Diplura sind Styli nur am Abdomen zu lokalisieren, bei den Archaeognatha werden sie sowohl am Abdomen als auch im Bereich der Coxae der 2. und 3. Thoraxextremitäten gefunden (siehe zusammenfassende Darstellung von Richter & Wirkner 2004). Der evolutive Ursprung der Styli wurde ebenfalls kontrovers diskutiert: von Hennig (1969) als Reste von Exopoditen sowie von Klaas & Kristensen (2001) als Reste von Endopoditen. Willmann (2003) räumte ein, daß sich bei kritischer Betrachtung allenfalls die (Thorakal-)Styli der Symphyla und

Archaeognatha miteinander homologisieren lassen und somit als Synapomorphie der Labiophora gelten können. Die (Ultra-)Struktur der Coxalbläschen und der ggf. mit ihnen assoziierten Muskulatur sind bei den Symphyla und Diplopoda einander so ähnlich, daß von einer Homologie ausgegangen werden kann (Klaas & Kristensen 2001). Coxalbläschen lassen sich weitgehend zweifelsfrei als Synapomorphie der Progoneata anführen, eine Argumentation im Sinne der Labiophora ist jedoch umstritten und wenig überzeugend begründet (Dohle 1980, Klass & Kristensen 2001, Richter & Wirkner 2004). Die Ausprägung eines Labiums ist nur für die Vertreter der Symphyla und Hexapoda gesichert. Dessen Beteiligung am Gnathochilarium der Dignatha oder dessen Reduktion innerhalb dieses Merkmalskomplexes ist Gegenstand einer noch heute andauernden Kontroverse (u. a. Hilken & Kraus 1994, Kraus 2001, Dohle 2001). Die Labia der Symphyla und Hexapoda sind auf Grund gravierender struktureller Unterschiede - basale Labialregionen entweder verwachsen oder getrennt stehend, mit oder ohne Labialpalpi - kaum überzeugend zu homologisieren (Dohle 1980, Ax 1999, Richter & Wirkner 2004).

Nach Ax (1999) erzwingt die Labiophora-Hypothese die aufwendige Annahme der zweifach unabhängigen Reduktion der Medianaugen in den Stammlinien der Chilopoda und der Progoneata sowie einer zweimaligen Evolution von Lateralozellen. Weiteren Grund zur Kritik am Labiophora-Konzept gibt die Tatsache, daß sich bislang aus keiner der zahlreichen Analysen des ribosomalen, mitochondrialen und nuklearen Genoms ein Schwestergruppenverhältnis Chilopoda + (Progoneata + Hexapoda) konstruieren ließ.

Die Tetraconata-Hypothese (Abb. 1C)

Angestoßen von den ersten systematischen Arbeiten an ribosomalen und proteinkodierenden Komponenten des Mitochondriengenoms hat seit Anfang der 1990er Jahre zusehends eine phylogenetische Sichtweise an Akzeptanz gewonnen, die ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Crustacea und Hexapoda befürwortet (Turbeville et al. 1991, Ballard et al. 1992, Adouette & Philippe 1993, Wheeler et al. 1993, Friedrich & Tautz 1995). In diesem Zusammenhang haben sich die Bezeichnungen Pancrustacea (Zrzavý & Štys 1997) und Tetraconata (Dohle 2001, Richter 2002) etabliert. Bis zum heutigen Tage hat sich das molekulare Signal pro Tetraconata in vielen weiteren Analysen protein- und ribosomkodierender Abschnitte auf dem nuclearen Genom stabilisiert (u. a. Giribet & Ribeira 2000, Shultz & Regier 2000, Regier & Shultz 2001b, Friedrich & Tautz 2001, Kusche et al. 2002 2003, Mallatt et al. 2004, Regier et al. 2005, Giribet et al. 2005, Mallatt & Giribet 2006, Gai et al. 2006). Boore et al. (1998) berichteten zudem von nahezu identischen Genanordnungen auf der mitochondrialen DNA von Crustacea und Hexapoda. Cook et al. (2001) und Deutsch (2001) analysierten die Expression diverser *Hox*-Gene und fanden ebenfalls spezifische Gemeinsamkeiten zwischen diversen Teiltaxa der Crustacea und Hexapoda. In diesem Zusammenhang werden die die Tagmose steuernden Gene homologisiert. Unter Anführung vergleichend-morphologischer und paläontologischer Daten wird gleichfalls die Meinung vertreten, daß die uniramen Extremitäten der Hexapoda aus polyramen Körperanhängen euarthropoder Vorfahren, wie etwa aus den Spaltbeinen der Crustacea hervorgegangen sein könnten (u. a. Kukalová-Peck 1983, 1998). Darauf aufbauend wurde vorgeschlagen, die Flügel der Pterygota als aus den Epipoditen der Crustacea oder aus dem dorsalen Lobus anders strukturierter Segmentanhänge abgeleitete Strukturen anzusehen (Kukalová-Peck 1983, Deutsch 2001).

Aus morphologischer Sicht waren bereits in den 1920er Jahre Anzeichen für ein enges Verwandtschaftsverhältnis zwischen Crustacea und Hexapoda gegeben, wie zum Beispiel der Nachweis von drei postretinalen Ganglienmassen („Sehmassen“) bei beiden Gruppen belegen kann (siehe semischematische Zeichnungen von Hanström 1924). Weitere Belege lieferten Averof & Akam (1995), Osorio et al. (1995) und Whittington (1995) auf der Grundlage der

vergleichenden Anatomie des Gehirns und Daten aus der frühen Ontogenese. Die namensgebenden Apomorphien der Tetraconata sind Ultrastrukturmerkmale der Ommatidien. Dohle (2001) und später Richter (2002) griffen Beobachtungen von Paulus (1979) auf und postulierten zwei Corneagenzellen (bei Hexapoda: „primäre Pigmentzellen“), vier Kristallkegelzellen (Crustacea: Semperzellen) mit einem vierteiligen Euconus, acht Retinulazellen und auch die akzessorischen Pigmentzellen als Homologa im Bezug auf die Tetraconata. Ein gerade für Dohle (2001) überzeugendes Argument war der sich aus der Existenz von 5-7 regulären und 1-3 irregulären Retinulazelle(n) ergebende divergierende axonale Verschaltung in der *Lamina ganglionaris* bzw. *Medulla externa* (siehe Nilsson & Osorio 1998) und asymmetrische Verlauf der vier proximalen Fortsätze der Kristallkegelzellen, welche im infraretinulären Raum in Richtung der basalen Matrix abziehen (siehe Melzer et al. 1997). Darüber hinaus sah Richter (2002) identische Entwicklungsmuster (siehe Hafner & Tokarski 1998, Melzer et al. 2000, Harzsch & Hafner 2006) als weitere Hinweise für eine Homologie der Ommatidien der Crustacea und Hexapoda an.

Neben den ommatidialen Merkmalen wurden mittlerweile auch Besonderheiten bzw. Komponenten der Gehirnanatomie, des Exoskeletts, der optischen Ganglien bzw. Loben (inklusive der Chiasmata zwischen den optischen Loben), der olfaktorischen Loben, der Axonogenese diverser Pionierneurone in den Segmentalganglien, der Formation großer neuronaler Stammzellen (Neuroblasten) und der Expressionsmuster segmentierungssteuernder Gene als weitere potentielle Apomorphien für die Pancrustacea/Tetraconata in die Diskussion eingebracht (Dohle 1997, 1998, 2001, Strausfeld 1998, 2005, Duman-Scheel & Patel 1999, Deuve 2001, Simpson 2001, Loesel et al. 2002, Richter 2002, Richter & Wirkner 2004, Fanenbruck et al. 2004, Schachtner et al. 2005, Giribet et al. 2005). Zusätzlich empfahlen Boore et al. (1998), die Gentranslokation der tRNA Gu2 als molekulargenetische Apomorphie der Pancrustacea/Tetraconata zu betrachten. Giribet et al. (2005) stützten die Pancrustacea/Tetraconata mit der bislang umfassendsten kladistischen Analyse eines kombinierten morphologischen und molekularen Datensatzes.

Die enorme morphologische Heterogenität innerhalb diverser Teiltaxa der Pancrustacea/Tetraconata und der manchmal lückenhafte Kenntnisstand zu bestimmten Merkmalszuständen in vielen Schlüsseltaxa schaffen für die phylogenetische Analysen immer noch erhebliche Probleme. Homologe Merkmalszustände, so zum Beispiel auf dem Gebiet der Neuroanatomie und Neurogenese, lassen sich vielfach bei abgeleiteten Taxa der Crustacea und Hexapoda nachweisen, wohingegen basale Teiltaxa diese Merkmalszustände entweder in stark modifizierter Weise präsentieren oder gar nicht ausgeprägt haben. Beispielhaft für diese Grundschwierigkeit der phylogenetischen Interpretation sind die olfaktorischen Loben der Crustacea und die antennalen Loben der Hexapoda. Beide Merkmalskomplexe zeigen spezifische Übereinstimmungen nur bei den Decapoda und Neoptera, während Daten zu basaleren Taxa nicht vorliegen (Schachtner et al. 2005). Der Grad der spezifischen Übereinstimmungen und die Unwahrscheinlichkeit einer konvergenten Entwicklung bilden dabei das entscheidende Kriterium für eine finale Homologieentscheidung und die Stützung der Pancrustacea/Tetraconata-Hypothese. Fanenbruck et al. (2004) wies jüngst auf die enge strukturelle Übereinstimmung bestimmter Gehirnareale bei den Crustacea und Hexapoda unter Einschluß der erstmalig gründlich untersuchten Remipedia hin.

Als problematisch für die phylogenetische Rekonstruktion der Pancrustacea/Tetraconata erweist sich die noch immer nicht völlig gesicherte Monophylie der Crustacea, welche von einigen Autoren auf der Basis molekulargenetischer Analysen aber auch anatomischer Daten bestritten wird (u. a. Babbitt & Patel 2005, Mallatt & Giribet 2006). Demgegenüber wird die Monophylie der meisten Teiltaxa der Crustacea nicht angezweifelt (Friedrich & Tautz 1995, 2001, Giribet & Ribera 2000, Hwang et al. 2001, Negrisolo et al. 2004, Babbitt & Patel 2005). Unter Annahme einer Paraphylie der Crustacea werden von molekularer Seite gemeinhin die

Malacostraca als Schwestergruppe der Hexapoda favorisiert (u. a. Babbitt & Patel 2005). Dies korrespondiert auch mit vielen neuroanatomischen Merkmalen, die nur bei den Malacostraca und Hexapoda bzw. ihrer Teilgruppen sicher zu homologisieren sind (s. o.). Andere Autoren argumentierten an Hand von neuroanatomischen Daten und von Sequenzvergleichen ribosomenkodierender Gene, daß die Schwestergruppe der Hexapoda innerhalb der Branchiopoda zu suchen sei (u. a. Nilsson & Osorio 1998, Mallatt & Giribet 2006).

Auch die Monophylie der Hexapoda wurde basierend auf ribosomalen und mitochondrialen Sequenzanalysen angezweifelt (u. a. Giribet et al. 1996, Giribet & Ribera 2000, Nardi et al. 2003), welche jedoch methodisch und wegen der oftmals ungünstigen Taxonauswahl (zu wenige oder irrelevante Taxa) angreifbar sind und deswegen mittlerweile als veraltet angesehen werden. Diskutabel ist dagegen die Paraphylie der Entognatha. Neuere Studien gegen Anlass zur Annahme einer konvergenten Entwicklung lateral umwachsender Mundwerkzeuge bei den Diplura einerseits und den Collembola und Protura andererseits. Die Diplura werden demzufolge als Schwestergruppe der Ectognatha diskutiert (Koch 1997 2000, siehe auch Diskussion in Richter & Wirkner 2004).

Die Myriochelata-Hypothese (Abb. 1E)

Mit dem Aufkommen molekularsystematischer Untersuchungen in den 1990er Jahren und der sich immer stärker abzeichnenden Stützung der Tetraconaten/Pancrustacea-Hypothese wurden in vereinzelt Fällen auch Stammbäume errechnet, die ein Schwestergruppenverhältnis zwischen den Myriapoda und Chelicerata anzeigen. Diese Resultate haben zwingend zur Folge, daß die Mandibeln der Myriapoda und Tetraconata unabhängig entstanden sein müssen. Ersten Besprechungen solcherart Stammbaummuster und vorsichtige Hinweise auf die Stabilität molekularer Signale für ein Monophylum Chelicerata + Myriapoda gehen auf Friedrich & Tautz (1995) zurück. Wenig später erfolgten dezidierte Vorstöße verbunden mit massiver Kritik am Mandibulata-Konzept (u. a. Hwang et al. 2001). In etwa zeitgleich führten Mallatt et al. (2004) und Pisani et al. (2004) auf der Grundlage von 18S, 28S, 18S rRNA Sequenzanalysen sowie von Sequenzierungen protein-kodierender Nuclearregionen (z. B. G3DPH-Region) die Taxonbezeichnungen Paradoxopoda bzw. Myriochelata ein. Nahezu vollständige 28S und 18S Sequenzanalysen der ribosomalen DNA von zwölf Myriapodentaxa und fünf Taxa der Arachnida bzw. Xiphosura (Gai et al. 2006) erbrachten genauso wie totale Sequenzanalysen der mitochondrialen DNA von *Scutigera coleoptrata* und 17 weiteren Euarthropodentaxa ein enges Verwandtschaftsverhältnis zwischen Chelicerata und Myriapoda (Negrisolo et al. 2004). Die Daten von Negrisolo et al. (2004) unterstützten allerdings auch eine Aufspaltung der Myriapoda (= Diplopoda + (Chelicerata + Chilopoda)). Kusche & Burmester (2002) fanden sehr große Ähnlichkeiten in den Haemocyaninsequenzen von Myriapoda und Chelicerata. Eine Erweiterung der von beiden Autoren getroffenen Auswahl von Euarthropoda führte jedoch in Anschlußuntersuchungen zu einer Umkehrung der phylogenetischen Diskussion und einer Unterstützung der Mandibulata (Kusche et al. 2002, 2003).

Die Paradoxopoda/Myriochelata-Hypothese steht bis auf ganz wenige Ausnahmen in völligem Widerspruch zu den gängigen Euarthropoden-Stammbäumen, die mithilfe von morphologischen Datensatzanalysen erstellt wurden. Morphologen äußerten wegen des einseitigen Methodenhintergrunds stets massive Zweifel an der Gültigkeit eines Taxons Myriochelata bzw. Paradoxopoda, zumal die von morphologischer Seite formulierten Gegenargumente normalerweise allerhöchstens oberflächlich gewürdigt wurden. Von morphologischer Seite gibt es kaum überzeugende Ansätze zur Begründung der Myriochelata. Ein in diesem Zusammenhang benutzter Merkmalskomplex ist die Neurogenese und die Steuerung der ihr zugrunde liegenden Expressionsmuster. In einer Serie von Arbeiten wurden sehr ähnliche Muster der Neurogenese bei Diplopoda, Chilopoda und Chelicerata beschrieben. Einerseits können im Gegensatz zu bei Crustacea und Hexapoda beobachteten

Entwicklungsvorgängen aus dem ventralen Neuroektoderm lediglich sequentiell neuronale Vorläuferzellen hervorgehen; andererseits ist stets eine Aggregation der neuronalen Vorläuferzellen in definierten Positionen, von wo aus eine Invagination nach dorsal stattfindet, beobachtet worden (Dove & Stollewerk 2003, Kadner & Stollewerk 2004, Stollewerk & Simpson 2005, Stollewerk & Chipman 2006). Den Stollewerk'schen Thesen wird allgemein entgegengehalten, daß die zugegebenermaßen sehr ähnlichen neurogenetischen Muster bei den Myriapoda und Chelicerata auch als Symplesiomorphien im Hinblick auf das Grundmuster der Euarthropoda interpretiert werden können (vergl. Harzsch et al. 2005, Scholtz & Edgecombe 2006, Harzsch & Hafner 2006). Die Steuerung der ZNS-Differenzierung über neuronale Vorläuferzellen weicht bei den Tetraconata einer Steuerung über spezialisierte neuronale Stammzellen, den sog. Neuroblasten. Nach Richter & Wirkner (2004) lassen sich eine Gruppe lateraler Neuroblasten und ein median positionierter Neuroblast als Synapomorphien der Hexapoda und aller oder zumindest einer Teilgruppe (unter Einschluß der Malacostraca) der Crustacea anführen. Daß diese alternative Sichtweise durchaus realistisch sein könnte, hat die Autorin in ihren aktuelleren Veröffentlichungen eingeräumt (siehe u. a. Stollewerk & Chipman 2006).

Einen zweiten Ansatz verfolgten Maruzzo et al. (2005) mit einem Vergleich von Appendotomiemustern bei ausgewählten Arten aus allen vier großen Teiltaxa der Euarthropoda. Angeblich homologe bevorzugte Sollbruchstellen („preferred breakage point = PBP“) auf den Extremitäten von Chilopoden und Araneen (jeweils zwischen Coxa und Trochanter) sollen die verwandtschaftliche Nähe der Myriapoda und Chelicerata belegen. Dieser Befund erscheint aber äußerst voreilig, da die Coxa der Crustacea den Coxae der Chelicerata, Myriapoda und Hexapoda sehr wahrscheinlich nicht homolog ist sondern eine Sonderbildung darstellt (siehe Walossek & Müller 1998). Wenn Letzteres zuträfe, verliefte der PBP bei vielen Decapoda genauso wie bei den Chilopoda und Araneae zwischen Basi- und Telopodit (vergl. Fig. 1. in Maruzzo et al. 2005, p. 238).

Neben den im Folgenden noch darzustellenden Ähnlichkeiten ommatidialer Ultrastrukturmerkmale bei Myriapoden, Insekten und Krebsen (Müller et al. 2003b) spricht auch die Homologie der basalen Mandibelanteile – Kaufläche aufgeteilt in *pars incisiva* und *pars molaris* – (Edgecombe et al. 2003, Richter & Wirkner 2004) für die Gültigkeit eines Monophylums Mandibulata. Unter Einbeziehung fossiler Euarthropoda können darüber hinaus der Verlust „primärer Antennen“ (praeokular lokalisiert, protocerebral innerviert) und die Umwandlung deutocerebral innervierter Mundwerkzeuge zu sensorischen Antennen als weitere Apomorphien der Mandibulata hypothetisiert werden (Scholtz & Edgecombe 2005 2006).

Phylogenetische Beziehungen der Myriapoda, Chilopoda und Diplopoda (Abb. 2-4)

Die Monophylie der Myriapoda (Chilopoda + Progoneata (Symphyla + Dignatha (Pauropoda + Diplopoda; siehe Abb. 2G))) wurde immer wieder bezweifelt und ist bis heute in den Augen einiger Systematiker immer noch nicht zufriedenstellend abgesichert. Insbesondere die von morphologischer Seite aus angeführten Verlustmerkmale, wie die Abstinenz von Medianaugen, Kristallkegeln in den Lateralaugen und von Perforatorialstrukturen im Akrosom der Spermien (Hennig 1969 1981, Bacetti & Dallai 1978, Boudreaux 1979, Ax 1999, Paulus 2003), gaben diesbezüglich zu Zweifeln Anlass, da wegen des weitgehenden Fehlens frühontogenetischer Daten nicht vollkommen auszuschließen ist, daß die postulierten Verlustmerkmale nicht doch zu Beginn der Embryogenese angelegt werden. Dohle (1980), Kraus & Kraus (1994) sowie (Kraus 1998 2001) plädierten dafür, die „Myriapoda“ als Paraphylum zu betrachten und demzufolge aufzulösen (Labiophora-Theorie, u. a. Dohle 1965, Kraus & Kraus 1994, Kraus 1998; siehe Abb. 2D). Selbige Konsequenzen gelten für die Konzepte der „Opisthgoneata“ (Pocock 1893, Verhoeff 1902-25, siehe Abb. 2A), „Labiata“

bzw. „Ventrevesiculata“ (Snodgrass 1938 und Willmann 2003, siehe Abb. 2B), „Trignatha“ (Tiegs 1947, siehe Abb. 2C) und „Monomalata“ (Sharov 1966, siehe Abb. 2E).

Betrachtet man allein molekulare Sequenzdaten, erscheint die Monophylie der Myriapoda weit weniger umstritten (u. a. Giribet et al. 2001 2005, Hwang et al. 2001, Mallatt et al. 2004, Mallatt & Giribet 2006, Bai et al. 2006). In einem neueren Ansatz ermittelten Gai et al. (2006) als sparsamstes Kladogramm monophyletische Myriapoda, jedoch mit der Konsequenz paraphyletischer Progeneata bzw. Dignatha und der Konstruktion eines Schwestergruppenverhältnisses Diplopoda + (Chilopoda + (Pauropoda + Symphyla)).

Die Doppelfüßer (Diplopoda) stellen mit über rezenten 10.000 Arten das am höchsten diversifizierte Taxon der Myriapoda. Die Diplopoda sind wegen des Besitzes von Diplosegmenten gut gegen alle anderen Myriapoden als monophyletische Innengruppe abgrenzbar. Als ebenso stabil wird das Schwestergruppenverhältnis zu den Pauropoda betrachtet (Dignatha). Details zu Apomorphien der Dignatha werden in einem untenstehenden Sonderkapitel abgehandelt. Traditionelle Sichtweisen zur internen Phylogenie der Diplopoda haben durch „moderne“ systematisch-kladistische Analysen im Wesentlichen eine Bestätigung erfahren (Ax 1999, Dohle 2007). Die zwergenhaften Pinselfüßer (Penicillata) stellen in allen publizierten Stammbäumen die Schwestergruppe aller übrigen Diplopoda, den Chilognatha. Die Chilognatha sind durch kalkinkrustierte Cuticulae und den Besitz epidermaler Wehrdrüsen zu charakterisieren. Dissenz herrscht dagegen über den Monophyliestatus und/oder über die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Chilognatha (vergl. Abb. 3). Während molekularsystematische Analysen protein-kodierender Gene für eine paraphyletische Aufspaltung der Chilognatha und nähere Verwandtschaft der Penicillata mit den Saftkuglern (Glomerida) und den Sphaerotheriida sprechen (Regier & Shultz 2001b, siehe Abb. 3A), ergaben andere Untersuchungen, wie z. B. die auf 34 morphologischen und entwicklungsbiologischen Merkmalen basierende Analyse von Sierwald et al. (2003) (siehe Abb. 3B), Dendrogramme mit monophyletischen Chilognatha.

Ungeachtet ihres unsicheren Schwestertaxons repräsentiert die ungefähr 3000 rezente Arten umfassende Gruppe der Chilopoda mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit eine monophyletische Gruppe. Diese Auffassung wird durch zahlreiche, vergleichend-morphologische Studien (u. a. Dohle 1985, 1988, Jamieson 1987, Borucki 1996, Hilken 1997, Ax 1999, Wirkner & Pass 2002, Ernst et al. 2002, Richter & Wirkner 2004), molekulare Sequenzdaten (u. a. Shultz & Regier 1997, Giribet et al. 1999) und kladistische Analysen kombinierter Merkmalsmatrices (Edgecombe et al. 1999, Edgecombe et al. 2000, Edgecombe & Giribet 2002 2004, Giribet et al. 2005) gestützt. Als wichtigste Apomorphien der Chilopoda werden angesehen: (a) Maxillipeden (zu Giftklauen umgewandelte Thorakopoden) am 1. Rumpfsegment, (b) ein Schlupfzahn auf der 2. Maxille, (c) Spermatozoen mit gestreiftem Zylinder und Mantel, (d) ein Maxillipedbogen als Verbindungsstruktur zwischen Dorsal- und Ventralgefäß sowie (e) ein fusioniertes Maxillarnephridium im Bereich der 1. und 2. Maxillen. Alle rezenten Hundertfüßer werden in fünf ranghohe Teiltaxa eingeteilt: die Spinnenläufer (Scutigermorpha) mit spindelförmigen Körpern und 15 Beinpaaren, die überwiegend gemäßigt-borealen Steinkriecher (Lithobiomorpha) mit 15 Beinpaaren, die derzeit noch als monotypisch betrachteten Craterostigmomorpha (nur *Craterostigma tasmanianus*) mit 15 Beinpaaren, die überwiegend (sub-)tropisch verbreiteten Skolopender (Scolopendromorpha) mit bis zu 40 cm langen Körpern und 21-23 Beinpaaren sowie die obligat endoterrestrischen Erdläufer (Geophilomorpha) mit schmal-langgestreckten Körpern und 31-181 Beinpaaren (siehe auch Zusammenfassung von Lewis 1981). Der Besitz von Giftdrüsen-bewehrten Maxillipeden befähigt alle Hundertfüßer zu einer räuberischen Lebensweise. Die Variationsbreite an Morphotypen reicht von hochmobilen, langbeinigen Dämmerungsjägern

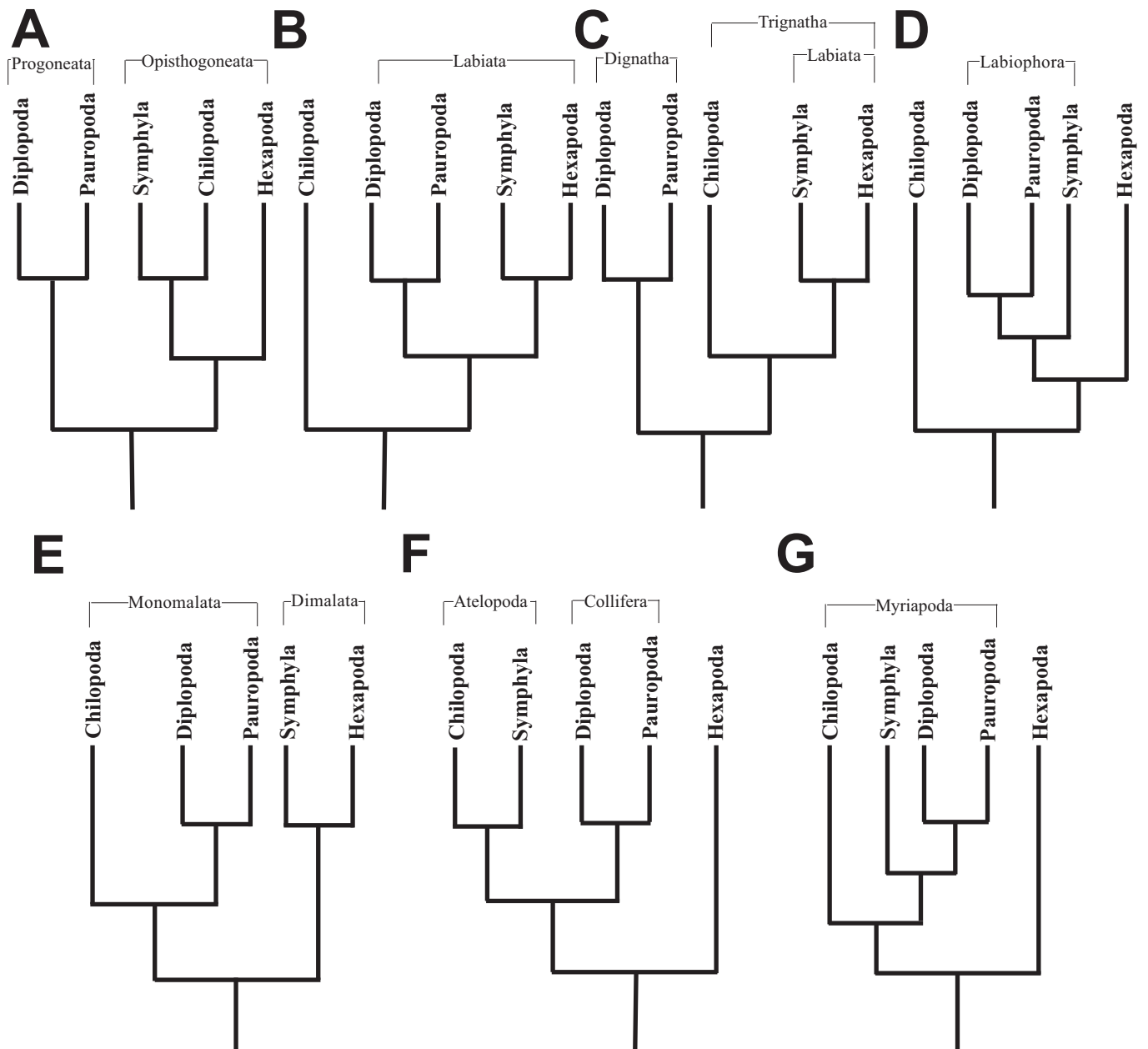


Abb. 2A-G. Auswahl konfliktierender Verwandtschaftshypothesen für tracheen-tragende Landarthropoden (Chilopoda, Symphyla, Pauropoda, Diplopoda, Hexapoda). Die dargestellten Systeme basieren auf der Annahme der Tracheata als monophyletische Gruppe. Die ersten fünf Stammbäume (A-E) weisen die Myriapoda als poly- bzw. paraphyletische Gruppierungen aus, die letzten beiden Stammbäume (F-G) unterstützen die Gültigkeit der Myriapoda als monophyletisches Taxon. **A.** „Opisthogoneata-Konzept“ (Pocock 1893, Verhoeff 1902-25). **B.** „Labiata-Konzept“ (Snodgrass 1938, cf. Willmann 2003). **C.** „Trignatha-Konzept“ (Tiegs 1947) **D.** „Progoneata/Labiophora-Konzept“ (u. a. Dohle 1965, Kraus & Kraus 1994, Kraus 1993, 1994, 1996, 1998). **E.** „Monomalata-Dimalata-Konzept“ (Sharov 1966). **F.** „Atelopoda-Collifera-Konzept“ (Boudreaux 1979). **G.** „Myriapoda-Tracheata-Konzept“ (Ax 1999, Giribet et al. 2005).